捕食関係によって誘引される空間パターン戦略の解析

東大教養　西村信一郎 *　池上高志 †

Abstract

動物がつくる群れのパターンは, ゲーム性が最も重要であると主張する. また集団になって初めて出現する戦略を議論したい. そのため, 我々は二次元平面上を 相互作用しつつ動き回る prey と predator の群れの振舞を力学系とし, 捕食関係をある種のゲームとして記述するモデルを考えた. ゲームによる得点にしたがって prey や predator の個体数は増減する. さらに, 個体の持つパラメーターも変わりうる. モデルのシミュレーションの結果, 色々なパターンが観察された. それらの中には, ゲーム性を導入したことによって初めて出現するものも存在する. またもっとも良いと思われるパラメーターに進化せず, さらに, パラメーターの拡散も遅いことが観察された. これに対し我々は群れをつくることによりランドスケープに障壁ができ, 進化を妨げているのではないかという仮説を立てた. また, 集団戦略が実際に創出されていると結論した.

1　イントロダクション

生物の集団は, 時に大変興味深い空間パターンを見せてくれる. 渡り鳥に限らず集団で飛行する鳥はしばしば, 「く」 の字型 の パターンを形成する. (これを横から観察するとまるでリボンが飛んでいるようで美しい) また、魚類も多くの種で集団を作る. これを魚群 (school) と呼ぶ. マグロも魚群 をつくり, 海上を飛ぶ航空機から観察される [1] .

多くの種で, 集団をつくることは集団防衛として意味づけできる. 北アメリカに生息する ジャコウウシ (musk-ox) は, オオカミなどの天敵に襲いかかられると, 円陣を組む. ジャコウウシの雄の成獣には角があり, これを円陣の外側に向けて防御する [1, 6].

ジャコウウシだけでなく, エランド (eland) もハイエナに襲われると子を囲んで防御陣をつくる [3, 6] . また, シマウマも防御陣をつくるという. (ただしシマウマは後ろ足を外側にむける. 後ろ蹴りによって防御するためであろう.) 補乳動物以外にも, 陣をつくって身を守る種が存在する. 例えば, ツノトンボの幼虫はクワガタのような大顎を持っていて, 捕食者が近づいてくるとひとまとまりになってその大顎をくりかえしすばやく開閉する [4, 6] . 鳥類にも防御陣を張る種が存在する. ホシムクドリは普段はルーズな隊形であるが, ハイタカを上空に発見すると, 小さくまとまった隊形をつくる. この隊形にハイタカが急降下して襲いかかると傷つく場合がある [5, 6] .

防衛行動だけでなく, 捕食行動のため群れをつくる種も多い. 多くの肉食獣は実際群れで狩をする. プチハイエナなどは, その例である. プチハイエナは, 何を獲物にするかによって狩をする数が異なる. 季節によって何を狩るのかは決まっておらず, また獲物を発見する前からチームを組むので, 発見する前から何を狩るかを決めていると考えられる. このことからプチハイエナには, 高度な群れの意志決定システムがあると思われる. (ただし群れで狩りをしても囲いこんだりするわ

*E-mail adress : shin@sacral.c.u-tokyo.ac.jp
†E-mail adress : ikeg@sacral.c.u-tokyo.ac.jp

けでもなく，バラバラに襲いかかるだけである．つまり群れとしてのシステマチックな狩の方法は特にない．）[3]

このように，群れの形成は捕食関係に関連している場合が多い．捕食関係はゲームとしてとらえることができる．従って，群れのパターンを論じるにはゲーム性が最も重要である．また，群れによるゲームを考えることにより，集団になって初めて発現される戦略について論じることができ，ゲームを新しい視点で研究することができる．

我々のモデルでは，prey（捕食者）predator（被食者）は平面上を動き回る．その振舞は力学系によって表現される．それだけでなく捕食関係をある種のゲームとして表現している．そのゲームには異方性がある．つまり，体の向きがゲームの性質を決めている．これはロトカ・ボルテラ的な濃度によるダイナミクスでは表現が困難であり，prey-predator 系における研究の新たな視点になる．

2 Model

我々のモデルは大きく分けて２つの部分からなる．それは，個体の運動を規定している部分とゲームを規定している部分である．ある個体の運動は他の個体との力学的相互作用によって定まる．[1] また，ゲームでは prey-predator の捕食関係と個体の生死を得点によって決める．

2.1 運動

個体は，平面上を運動するが，その速度方向とは別に内部自由度としての「頭の向き」を持つ．つまり横へのドリフト運動や，後退することが可能である．ただし，頭の向きを速度方向に一致させようとする作用がある．

次に他の個体との相互作用を述べる．相互作用には，同種間相互作用と異種間相互作用があり，同種間では近づきすぎると斥力が，遠すぎると引力が働く．これにより一定の距離に保たれる（図１）．異種間には同種間の場合よりも少々複雑な相互作用がある．predator は prey の後ろから追いかける (図２)．ただし，正面衝突は避ける（図３）．prey は いかなる場合に おいても predator から逃げる．

ある個体と他の個体との相互作用の強さは，$\exp(\beta * \sum(force))$ に比例する．β は，各個体が固有である．

以上のことは，実際には微分方程式で表現する．方程式は２階ではなく，１階のものをつかう．つまり，運動方程式の慣性は無視する．

$$\frac{d\vec{r}_i}{dt} = \vec{f}(\vec{r}_i)\exp(-\beta|\vec{f}(\vec{r}_i)|) + d\cdot\vec{n}(\theta_i) \quad (1)$$

$$\frac{d\theta_i}{dt} = e\sin(\psi_i - \theta_i) \quad (2)$$

但し，

- $\psi_i = \arctan(\dot{x}_i, \dot{y}_i)$
- R_i : i 番目の個体の scope にある個体の集合
- a, b, e, β : 定数

[1] このように力学によって多数の生物の運動を記述しようという試みは，Breder [7]，三宮 [8] らがすでにおこなっていることで，最近では，早川ら [9] が，頭の向きという新しい内部自由度を導入し，研究している．

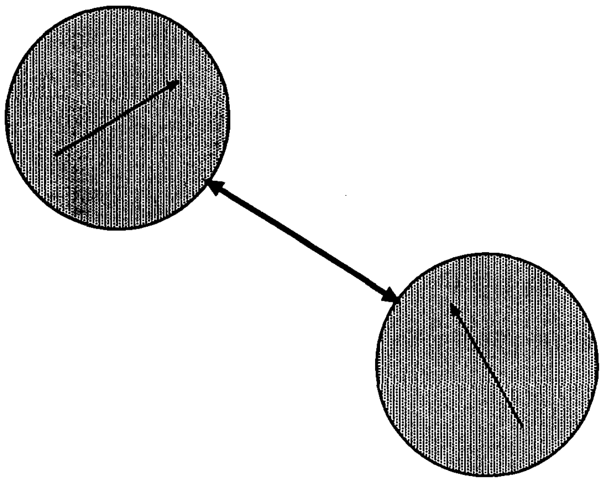

図 1: 同種間の相互作用

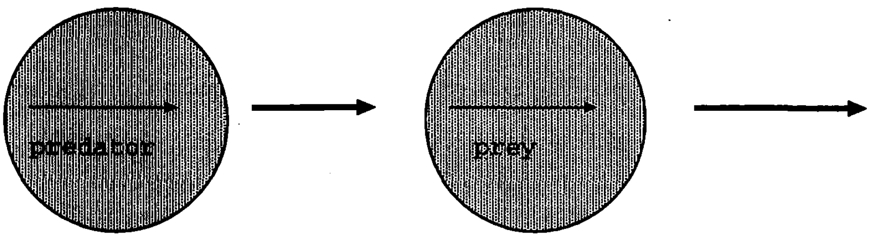

図 2: predator は prey の 後ろから追いかける. prey は逃げる.

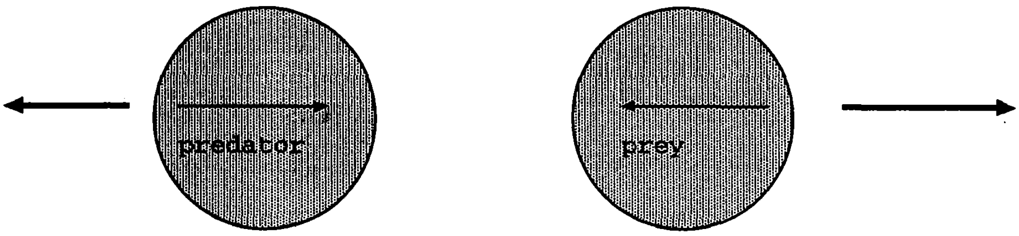

図 3: predator は prey との正面衝突をさける. prey は逃げる.

- $\vec{n}(\theta) = (\cos\theta, \sin\theta)$
- $\vec{n}(\vec{r}) = \frac{\vec{r}}{|\vec{r}|}$

$\vec{r}$ は 個体の位置を, θ は 頭の向きを表す. 式 (1) は 2 次元平面上の運動の方程式で, 右辺第 1 項は他の個体との相互作用を, 第 2 項は頭の向きに自走する効果を表す. 第 1 項の係数 $exp(\sim)$ には相互作用を弱める効果がある. また, 式 (2) は, 頭の向きを速度方向に緩和する過程を表す.

式 (1) の 第 1 項の $\vec{f}(\vec{r_i})$ は 同種間相互作用と異種間相互作用 の和から成る.

- 同種間相互作用

$$b\sum_{j\in R_i}\left(\frac{a^2}{r_{ij}^2}-\frac{a}{r_{ij}}\right)\vec{n}(\vec{r}_{ij}) \tag{3}$$

- 異種間相互作用 (1) : prey が predator から受ける相互作用

$$g\sum_{j\in R_i}-\frac{1}{r_{ij}}\vec{n}(r_{ij}) \tag{4}$$

- 異種間相互作用 (2) : predator が prey から受ける相互作用

$$\sum_{j\in R_i}\cos(\theta_j-\theta_i)\frac{1}{r_{ij}}\vec{n}(r_{ij}) \tag{5}$$

式 (3) (4) (5) の 添字 i は作用を受ける個体の番号を, j は作用を与える個体の番号を表す. よって式 (4) では i は prey, j は predator, 式 (5) では i は predator, j は prey を表す. 各式の意味は, この節の始めに述べた通りである.

2.2 ゲーム

我々のモデルは運動だけでなく, 得点の増減と得点によって決まる個体の増減のルールを持つ. このルールのことをゲームと呼ぶ. 以下このゲームについて述べる. [2]

- prey と predator が近接している場合

この場合, prey と predator の 向きが重要である. predator は, prey の後ろから襲うと得点が上がり, prey の得点は下る (図 4). しかし prey と predator が頭から衝突すると, prey は 頭に角を持っていて, predator に一志報いることができると考え, 両方とも得点を下げる (図 5).

- prey と predator の接触がない場合

この場合, prey は 餌を食べることができ, 得点を増やす. predator は 飢えて得点を減らす. ただし, prey の得点の増加率は prey の個体数が増えると餌が減って小さくなる.

- 個体の増減

個体の得点がある閾値よりも大きくなった場合, その近傍に新しい個体を生む. (このとき, 得点はリセットされる) さらに力学的な相互作用を弱める効果の強さを表す β も コピーされる. ただし, 少し変化してコピーする. つまり, $\beta' = \beta + \delta$ (δ は ガウシアンノイズ) また, ある閾値を下回ったら, その個体は死滅する.

[2] prey, predator が平面上を動き回るシミュレーションとして, War-Tor [10] などがある. War-Tor とは "wator torus" の略で, 球ではなく, トーラスの「地球」を意味する.

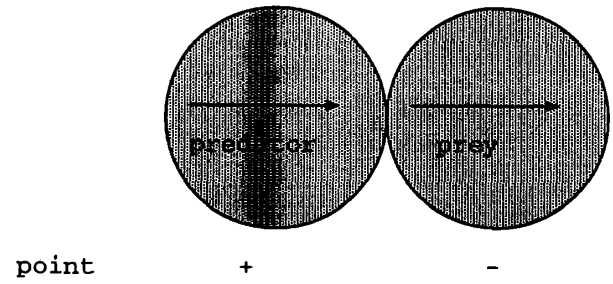

図 4: predator は prey の後ろから襲うことができる.

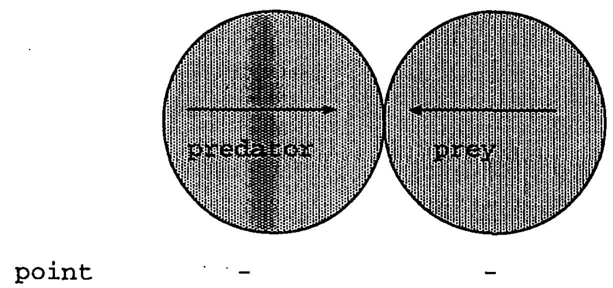

図 5: predator は prey と正面衝突すると得点を下げる.

3 結果

この節では, 実際に観察できた空間パターンと進化の様子を説明する. ただし, コンピューターによるモデルのシミュレーションでは, β 以外, 全てのパラメーターをフィックスした.

3.1 パターン

3.1.1 prey のみのときのパターン

まず predator が存在せず, prey のみのときのパターンについて説明する. この場合, 4 つのパターンが存在する. (図 6)

1. 円形の陣を組んで直進運動をするパターン
2. 風車のように回転するパターン
3. バラバラだが, 進む方向は同じパターン
4. 完全に disorder な パターン

パターン 1, 2 は β が 小さいときに観察されるパターンである. 逆に パターン 3, 4 は β が大きいときに観察される. predator が存在しても, この 4 つは基本的なパターンとして観察される. パターン 1,2 および パターン 3,4 はそれぞれ双安定なパターンである.

3.1.2 predator が存在するときのパターン

predator が存在するときも, prey と predator の基本的なパターンは同じである. しかしその形は変形し, 時には崩れる.

図 7 は, 4 枚のスナップショットで, 番号の順序は時間順である. 黒丸は predator を, 白丸は prey を表す. predator の集団が まるでアメーバーが仮足を伸ばすかのように prey の集団に襲いかかり, prey が全滅している様子が観察できる. prey, predator のパターンはどちらも図 6 の 1 番目のパターンを変形したものになっているが, 一挨に prey に襲いかかり, prey を食いあさると再び集結して丸くなる. この複雑なパターンの推移は, ゲーム性を導入したことによって始めて現れたものである.

図 8 もスナップショットを時間順に並べている. 図 7 と比べて, そのパターンははっきりとしていない. predator と prey はドメイン構造をつくり, predator は ドメインの最外縁に位置する prey に襲いかかっている. prey , predator ともそのパターンは 図 6 の 4 番めを変形したものであるが, ドメイン構造をつくる. predator は prey の ドメインに侵入できず, その最外縁の prey を襲って細々と食いつないでいる. これもまた, ゲーム性を導入しなければ観察できない.

3.2 進化の様子

前節では, ある短いタイムスケールの空間パターンを説明したが, この節ではもっと長いタイムスケールである進化の様子を説明する. 図 9, 10, 11 は, predator についてのものである. 縦軸は β, 横軸は time step で, 横線はある個体が生まれてから死ぬまでを表す. 所々で小さく延びている

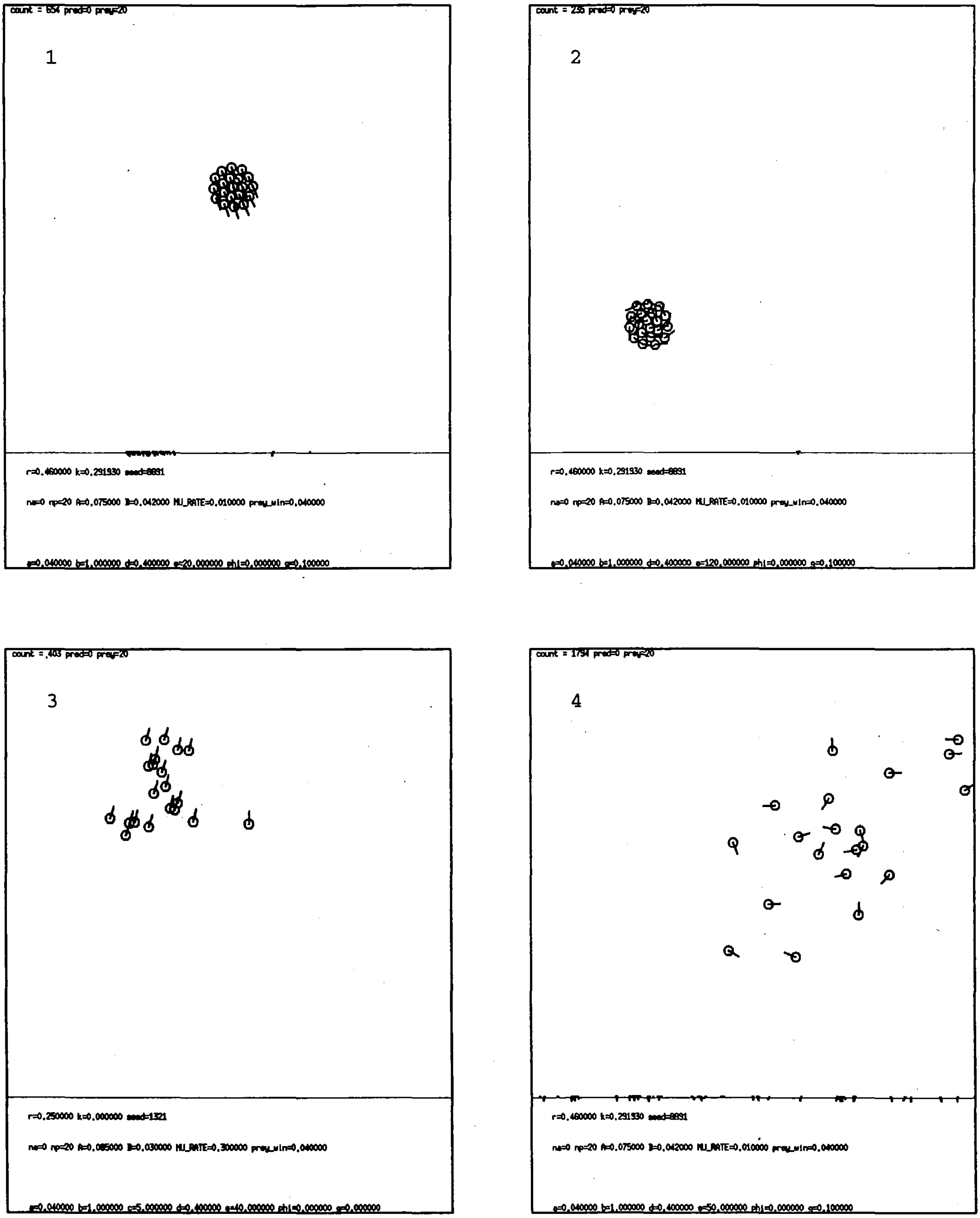

図 6: prey のみの場合のパターン.

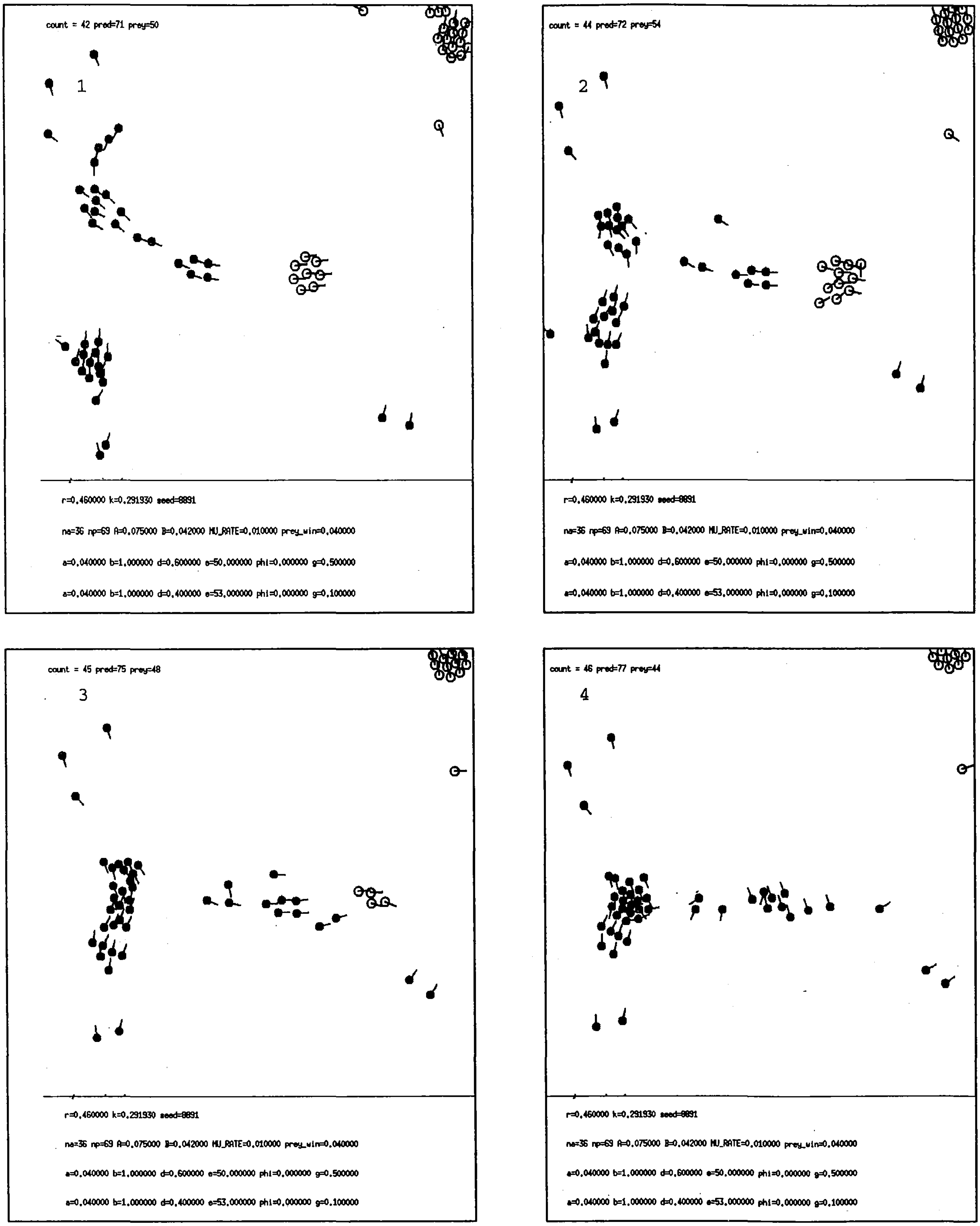

図 7: predator が存在するときのパターン：predator の集団が prey に襲いかかる．

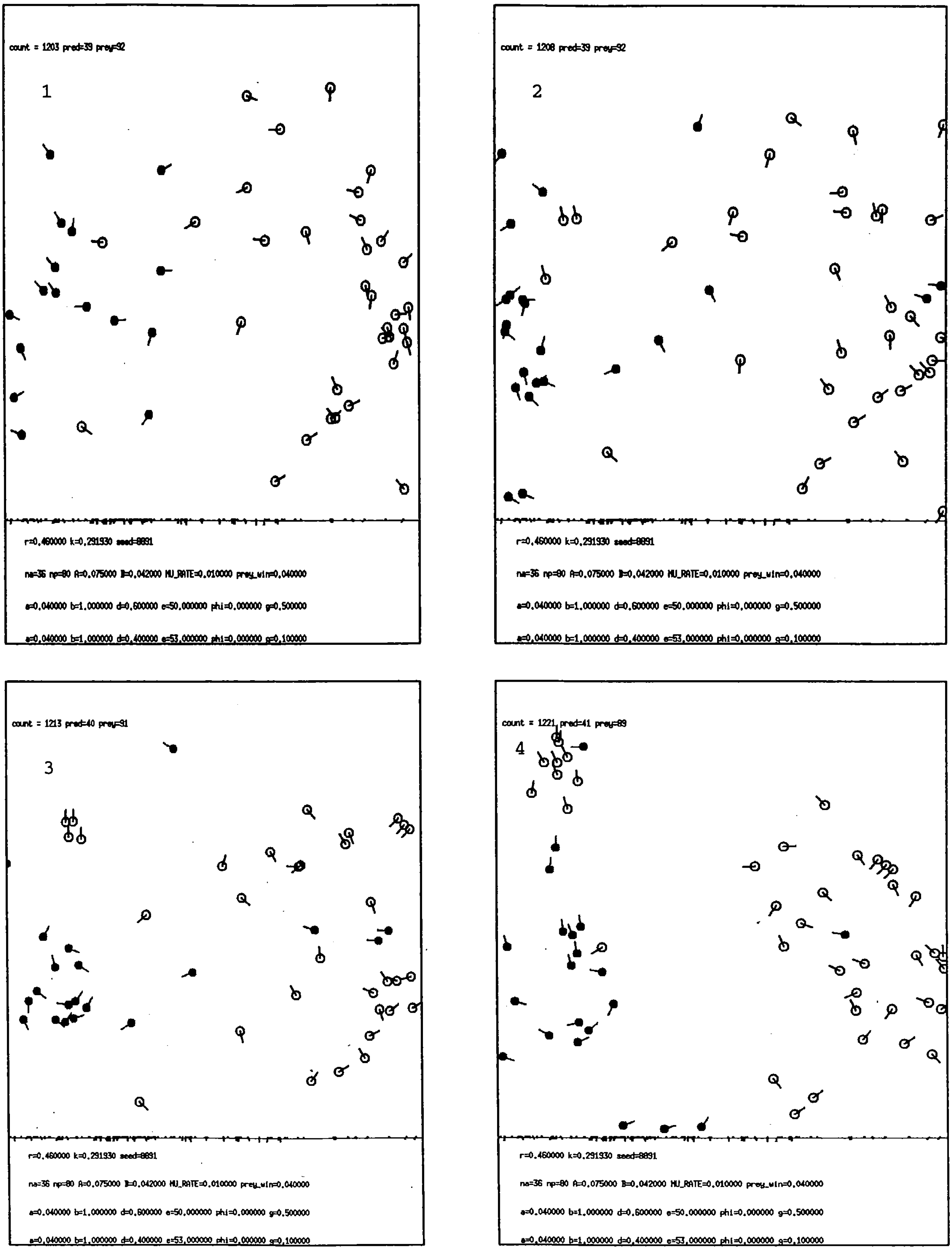

図 8: predator が存在するときのパターン：prey と predator がドメイン構造をつくる．

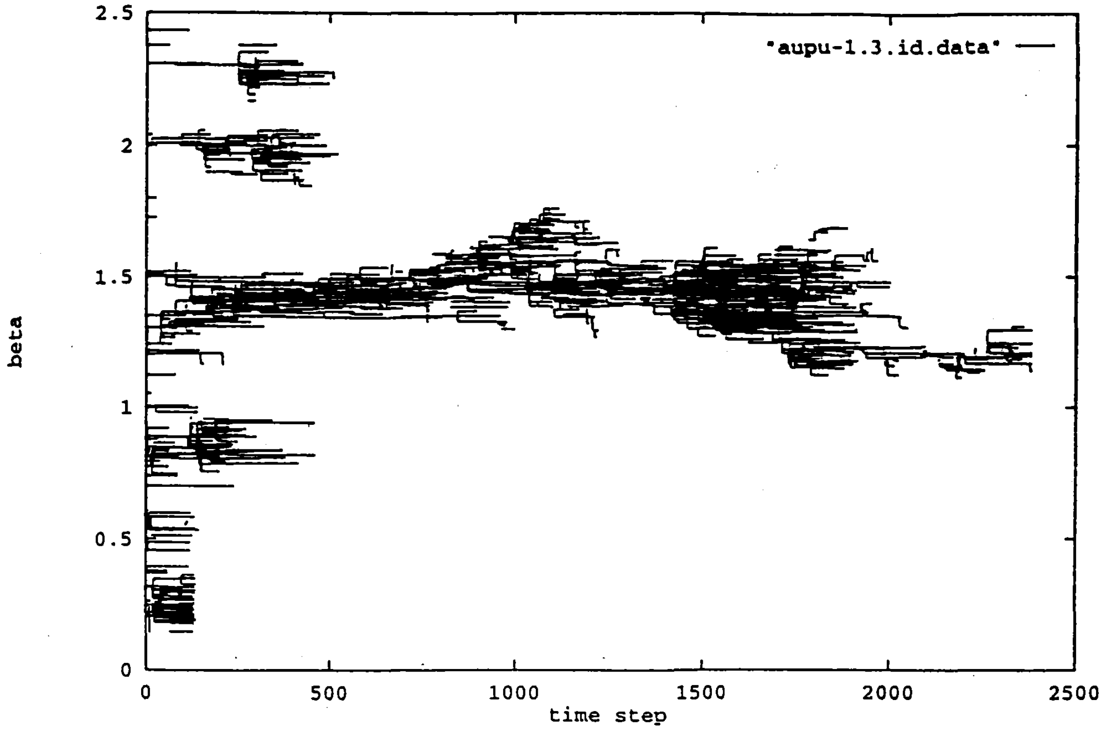

図 9: predator の 系図 1. $\beta \sim 1.5$ あたりが最も長続きする.

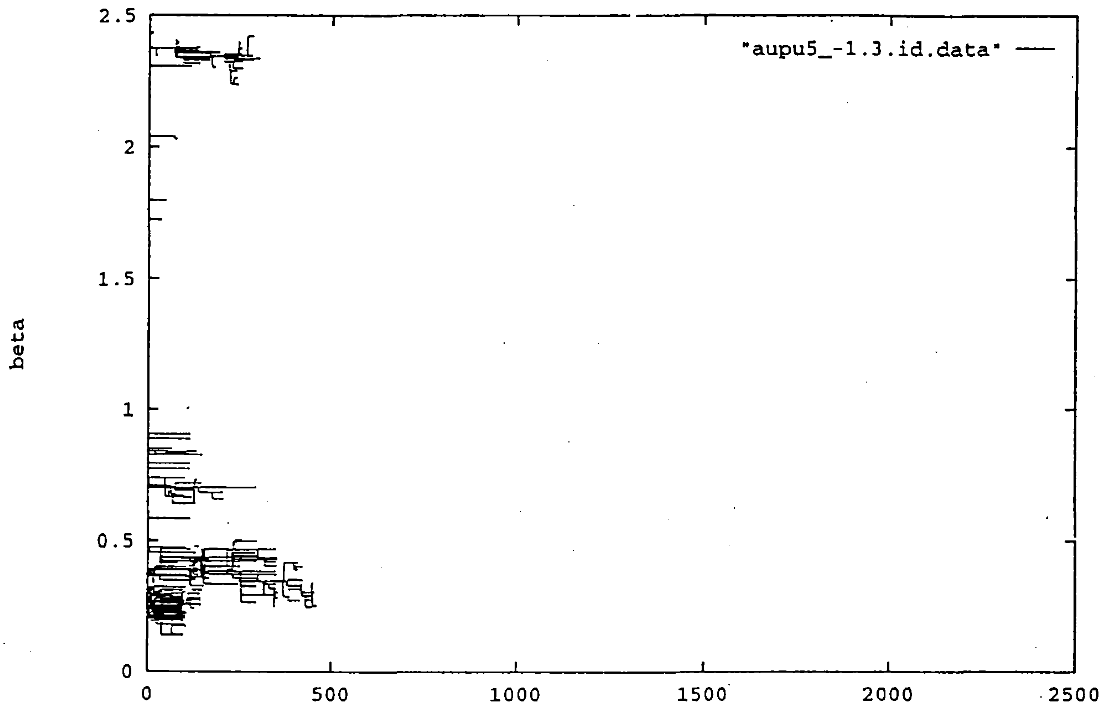

図 10: predator の 系図 2. $\beta \sim 1.5$ あたりを始めから取り除いたもの.

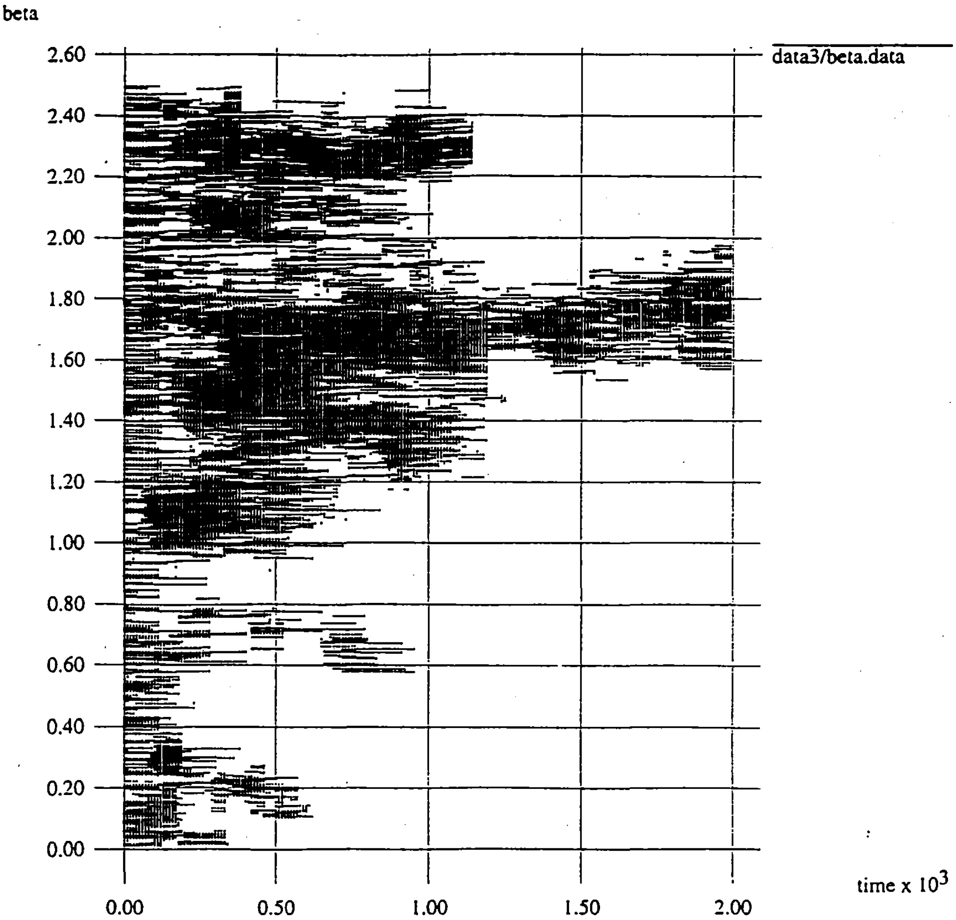

図 11: predator の 系図 3. 初期条件の異なるものを 10 run 重ね書きしたもの.

縦線はどの親から生まれたかを示している. このような図を系図と呼ぶ. 図 9 では, $\beta\sim1.5$ あたりが 長時間生き残っている (最終的には predator は全滅する). 従ってこのあたりのβ を選ぶことが最も良い戦略である. この場合, 実際の predator の パターンは図 8 の predator のパターンとほぼ同じである. $\beta\sim1.5$ から遠いパラメーターは, この最適値に収斂していない. そこで, 始めに $\beta\sim1.5$ の当たりのパラメーターを持つ predator を取り除いて, シミュレーションをする (それ以外の初期条件は変えない). その結果, 図 10 の様な系図を得た. この系図を見る限り最適値と思われる β には進化せず, 途中で全滅してしまう. 従って, 初期条件に大きく依存する系であることがわかる. 初期条件によらない性質を見るために, 幾つかの異なる初期条件から始めたものを重ねて (10 run) 表示する (図 11). すると $\beta\sim1.5$ に近い部分が最も長時間生き残った. つまり, このシミュレーションには最適解は存在するが, 初期条件によってはそこにたどり着くことができない.

4 ディスカッション

4.1 進化について

3.2 節で述べた通り, 最も最適と思われるパラメーターには進化しない. その理由についてここで考察する. 考えられることの一つに landscape の いたる所に高い障壁ができているのではないかということが挙げられる.(図 12) そのため, 最適なパラメーターに 進化できない.

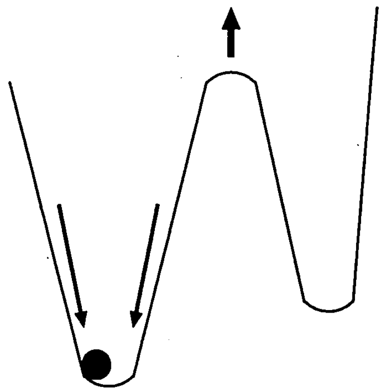

図 12: 集団をつくるため, landscape に 障壁ができ, 進化しづらくなる.

また, なぜこのような高い障壁ができるのかについても仮説を立てた. 進化できるパラメーターは β であるが, このパラメーターは相互作用の仕方を決めているだけである. つまり, 集団の中にいて初めて意味のあるパラメータである. このとき, もし少数の個体が突然変異したとしても全体に与える影響は少なく, fitness は上がらない. これが障壁の原因になっているのではないかと考えられる.

4.2 集団戦略について

4.1 節の仮説は集団であるということがポイントである. そこでここでは集団戦略について議論する.

3.1 節の図 7 の predator (黒丸) は, 密集した集団として運動している. これはある種の集団戦略と呼ぶことができる. 集団を構成する predator は, 自由な運動をすることができないので, 場合によっては prey にありつくことができずに, もしくは prey に頭から衝突して全滅する. 図 9 からわかる通り , $\beta \sim 0.3$ の predator はほぼ同時に全滅している. prey と正面衝突したものと思われる. この場合, 淘汰は個体ではなく, 集団にかかっていると考えることができる. predator の集団は prey を追いかけているうちに分裂してしまうこともある. (2 つの集団が融合する場合もある) われわれは個体を単位としてゲームをするモデルを立てたが, 集団を単位とした状況を創出できたことは興味深い.

参考文献

[1] 井上. 1981. 魚群：その行動. 海洋出版.

[2] Tener, J. S. 1954. A preliminary study of musx-oxen of Fosheim Peninsula Ellesmere Island,N.W.T. *Canada Wildlife Service, Wildlife Management Nulletin* .

[3] Kruuk, H. 1972. *The spotted hyena: a study of predation and social behavior.* University of Chicago Press, Chicago. (日本語訳あり)

[4] Henry, C.S. 1972. Egg and repagula of Ululodes and Ascaloptynx (Neuaoptera:Ascalaphidae) : a comparative study. *Psyche, Cambrige*, **79** (1,2): 1-22.

[5] Mohr,H. 1960. Zum Erkennen von Raubvögeln, insbesondere Sperber und Baumfalk, durch Kleinvögeln. *Zeitschrift für Tierpsychologie*,**17**(6): 686-699.

[6] Wilson, E. O. 1975. *Sociobiology* . Harvard. (日本語訳あり)

[7] Breder, C. M. 1954. Equations discriptive of fish school and other animal aggregations. *Ecology*, **35**(3): 361-370 .

[8] 三宮信夫. 1993. 魚群行動における自律分散機構のモデリング. 計測自動制御学会論文集, **29**(2): 211-219.

[9] Hayakawa, Y. Collectve motions of motive element. *Submitted.*

[10] Dewdney, A. K. 1984. Sharks and fish wage war on the planet Wa-Tor. *Scientific American*, **251**(6): 14-22.